

Über die Einberechnung
der Sonnenwanderung bei der Orientierung
der Honigbiene

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt

von

Elmar Meder

aus

Würzburg

Dezember 1957

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Berichterstatter: Prof. Dr. K. v. Frisch

Tag der mündlichen Prüfung: 26. 2. 1958

Sonderdruck aus

Z. f. vergl. Physiologie, Bd. 40, Heft 6, S. 610—641 (1958)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER DIE EINBERECHNUNG DER SONNENWANDERUNG
BEI DER ORIENTIERUNG DER HONIGBIENE*, **, ***

Von
E. MEDER

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. Januar 1958)



* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH, zum 70. Geburtstag gewidmet.

** Die Arbeit wurde aus Mitteln der Rockefeller Foundation und der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert, die Prof. v. FRISCH zur Verfügung standen.

*** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	610
II. Methodik	613
III. Attrappenstockversuche	618
IV. Einsperrversuche mit Flugzeitmessung	621
V. Messung der Heimflugrichtung	624
VI. Untersuchungen über die Brauchbarkeit meines Geländes im Vergleich mit dem Wolfschen	632
Zusammenfassung	640
Literatur	641

I. Einleitung und Problemstellung

Die Bienen orientieren sich bei ihren Sammelflügen vorwiegend optisch nach Landmarken, wie Häusern, Waldrändern, farbigen Gegenständen und dergleichen; erst bei der Annäherung an das Ziel spielt auch der Geruchssinn eine führende Rolle (v. FRISCH 1915; v. FRISCH u. LINDAUER 1954; WOLF 1926, 1927).

Unter natürlichen Verhältnissen stehen den Bienen meist ausreichend optische Anhaltspunkte im Gelände zur Verfügung. Wie aber finden sie sich zurecht, wenn diese Marken in weitem Umkreis fehlen?

WOLF (1927) gelang als erstem der Nachweis, daß sich die Bienen unter diesen Umständen nach der Sonne orientieren, so wie es SANTSCHI (1911) durch seine Spiegelversuche an Ameisen entdeckte [Lichtkompaßbewegung, Menotaxis (KÜHN 1919)].

WOLF fing in einem markenarmen Terrain Bienen an einem künstlichen Futterplatz in 150 m Entfernung vom Stock ab und transportierte sie in Käfigen an verschiedene Punkte des Geländes (relativ zum Stock 150 m rechts, links und dahinter). Beim Abflug von diesen Orten hielten

die Versuchstiere denselben Winkel zur Richtung der einfallenden Sonnenstrahlen ein, unter dem sie vom Futterplatz aus zum Stock gekommen wären.

Später lieferten auch v. FRISCH und LINDAUER (v. FRISCH 1950, 1953; v. FRISCH u. LINDAUER 1954; LINDAUER 1957) weitere Beweise für die Orientierung der Bienen nach der Sonne. Sie konnten dabei außerdem zeigen, daß die Bienen auch sonst neben den Landmarken stets auf den Sonnenstand achten. Einen indirekten Hinweis darauf hatte schon die „Sprache“ der Bienen (v. FRISCH 1946) gegeben, denn die Richtungsweisung beim Schwänzeltanz ist auf den Sonnenstand bezogen. Ferner kann ein Neuling diese Weisung selbstverständlich nur dann befolgen, wenn er wenigstens beim ersten Ausflug nach der Sonne steuert.

Die Sonne verändert für den Beobachter auf der Erdoberfläche fortlaufend ihren Standort. Wie v. FRISCH und LINDAUER (v. FRISCH 1950, 1953; v. FRISCH u. LINDAUER 1954) durch Versetzungsversuche nachweisen konnten, wird die Orientierung der Bienen dadurch aber nicht beeinträchtigt. Dressiert man eine Gruppe gezeichneter Bienen auf einen Futterplatz, der z. B. 200 m nach Süden von ihrem Heimatstock gelegen ist, so suchen sie den gewohnten Platz nach Versetzung in eine ihnen völlig unbekannte Gegend zu jeder beliebigen Tageszeit auch hier 200 m südlich vom Stock.

Die vielfach wiederholten und mannigfach variierten Versuche zwingen zu dem Schluß, daß die Bienen für ihre Orientierung die Wanderung der Sonne tageszeitgerecht einkalkulieren können. Eine Voraussetzung hierfür ist ihr vorzüglicher Zeitsinn (BELING 1929, 1930; WAHL 1932, 1933; KLEBER 1935; RENNER 1957).

LINDAUER (1957) bestätigte diesen Sachverhalt (zum Teil auch an indischen Bienen — *Apis indica*) und stellte fest, daß den Bienen diese Fähigkeit nicht angeboren ist. Werden sie nämlich sonnenlos aufgezogen, so müssen sie später die Beziehung zwischen Zeit und Sonnenstand erst innerhalb einiger Tage erlernen.

Auch an Spurbienen, die im Stock Dauertänze aufführten, zeigte LINDAUER (1954, 1957), daß die Bienen bei ihrer Sonnenorientierung die Tageszeit in Rechnung stellen. Dauertänzerinnen ändern nämlich ihre Tanzrichtung auch ohne Anblick des Himmels und ohne neuerlichen Ausflug fortlaufend mit der Sonnenwanderung.

Nach dem bisher Gesagten sollten die Bienen auch dann die Himmelsrichtung zum Stock finden, wenn man sie einige Zeit am Heimflug hindert und ihnen währenddessen den Anblick der weiterwandernden Sonne entzieht. Mit dieser Erwartung stehen Versuche von WOLF (1927) im Widerspruch. Er hatte auf einem orientierungsmarkenarmen Luftschiff-Landeplatz 150 m vom Stock einen künstlichen Futterplatz errichtet. Nach dem Prinzip der Brunschen Fixierungsversuche (1914)

hielt er dort Bienen 1 Std lang im Dunkeln¹ fest, in der Erwartung, daß sie nach der Freilassung um denselben Winkel falsch fortfliegen würden, um den sich die Sonne inzwischen weiterbewegt hatte. Tatsächlich

stellte er fest, daß „in vielen Fällen eindeutig eine Verdrehung der Abflugrichtung“ zustande kam (S. 235).

Zur zahlenmäßigen Erfassung dieses Verhaltens verfuhr WOLF nach folgender Überlegung: Fliegen die Bienen nach der Dunkelhaft im falschen Winkel fort, so werden sie nach Zurücklegung von 150 m zu suchen beginnen und schließlich den Stock nach der Zeit x erreichen. Nichteingespernte Bienen² brauchen dazu die Zeit y . Wenn man nun aber den Stock um denselben Winkel verstellt, um den die Sonne während der Dunkel-

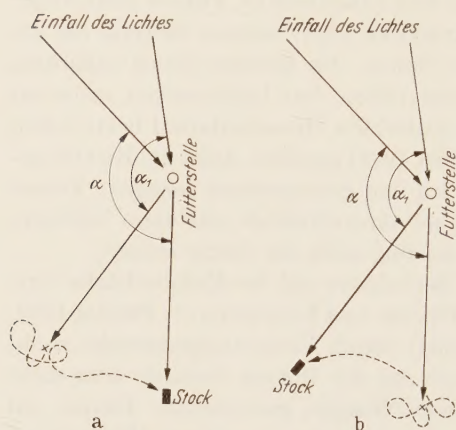


Abb. 1a u. b. Flugbahnen der Bienen, die für 1 Std an der Futterstelle eingesperrt waren. a Stock an seinem normalen Platz, b Stock im entsprechenden Winkel nach links verstellt (Nach WOLF 1927, Abb. 13, S. 236)

haft weitergewandert ist, so werden jetzt die Eingespernten y und die Kontrollbienen x Minuten für das Auffinden des Stockes benötigen (Abb. 1).

WOLF stoppte nun die Rückflugzeiten der einzelnen Bienen und kam dabei zu dem in Tabelle 1 wiedergegebenen Ergebnis. Er schloß daraus, daß die Bienen nach einer Dunkelhaft ihren Stock unter demselben Winkel weiter rechts suchen, um den die Sonne inzwischen ihr Azimut verändert hat. Das hieße aber, die Bienen wären unter den Wolfschen Versuchsbedingungen im Gegensatz zu den Ergebnissen v. FRISCHs und LINDAUERS nicht in der Lage, die Ortsveränderung der Sonne zeitgerecht einzukalkulieren, obwohl sie während der vorangegangenen Tage zweifellos genügend Gelegenheit hatten, die Korrelation zwischen Tageszeit und Sonnenstand zu erlernen. Hatte etwa ihr Zeitgedächtnis wegen der erzwungenen Untätigkeit in ihrem Gefängnis versagt, oder welche Ursache veranlaßte den falschen Abflugwinkel sonst? Um die Aufklärung dieses Widerspruches bemüht sich vorliegende Arbeit³.

¹ Wie seine „Käfige“ beschaffen waren, gibt er leider nicht an.

² Diese werden in der vorliegenden Arbeit „Kontrollbienen“ oder „Vergleichsbienen“, die inhaftierten Bienen aber „Häftlinge“, „Haftbienen“ oder „Eingespernte“ genannt.

³ Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH danke ich für die Problemstellung sowie für rege Anteilnahme und wertvolle Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit aufs herzlichste.

Tabelle 1. *Ergebnisse der Wolfschen Einsperrversuche: Flugzeiten der Kontrollbienen und der Häftlinge vom Futterplatz zum Stock*

	Häftlinge						Kontrollbienen					
	Stellung des Stockes						Stellung des Stockes					
	normal			versetzt			normal			versetzt		
	m	s	n	m	s	n	m	s	n	m	s	n
Mittelwert . .	1	47	50	0	44	50	0	32	50	1	50	?
Unteres Extrem . .	1	00		0	10		0	10		?		
Oberes Extrem	2	42		1	20		1	00		?		

m = Minuten, *s* = Sekunden, *n* = Zahl der Messungen. (Die Werte der vorletzten Spalte sind aus einem vorausgegangenen Versuch mit gleichen Lageverhältnissen entnommen.)

II. Methodik

Das Versuchsgelände. Zunächst erschien es nötig, die Wolfschen Versuche nach seiner Methode zu wiederholen. Ich wählte dazu einen stillgelegten Flugplatz in der Nähe von München, bei Oberpfaffenhofen, als Versuchsgelände¹ (Abb. 2).

Es handelte sich um eine ebene Wiese von ungefähr 2 km² Fläche, die in der Mitte etwa auf der Linie Oberpfaffenhofen—Kosthof durch die Startbahn geteilt wurde. Auf dieser Wiese wählte ich Lage von Stock und Futterplatz (Abb. 2, *S*₁ und *F*₁; Abb. 4, Pfeil) so, daß die Orientierungsmarken des Platzrandes möglichst weit entfernt waren und auch ein aufrecht stehender Beobachter die Startbahn nicht sehen konnte. Bei der Flughöhe der Bienen (vgl. S. 632) ist anzunehmen, daß letztere für sie nicht als Leitlinie in Frage kam. Vom Futterplatz gesehen lag der Stock 8,5° südlich von West und war 188 m entfernt.

Von NW bis NO umgaben ehemalige Flugzeughallen und andere flache Gebäude (Abb. 3) den Platzrand, doch war davon das nächste über 750 m vom Futterplatz entfernt. Der Turm in Abb. 3 war das höchste der Gebäude und stellte, was den vertikalen Blickwinkel anbetrifft, den höchsten Punkt der gesamten Umgebung dar. Doch betrug der Blickwinkel vom Futterplatz aus zur oberen Turmplattform etwas weniger als 2° (vgl. S. 638). Was die Baulichkeiten freiließen, nahm mit nahezu waagrechter Horizontlinie der Wald ein, der noch weiter südlich verlief und im Osten auf etwa 600 m an den Futterplatz heranreichte. (Alle Entfernungsangaben beziehen sich auf den Futterplatz.) Von NW bis S umzog mit sanft geschwungener Kontur ein im SO und S bewaldeter Moränenwall von 20—40 m relativer Höhe den Platz. Die Luftlinie zu seinem Fuß an der nächsten Stelle betrug gut 1000 m. Auf diesem Hügelzug lag im W in Verlängerung der Richtung zum Stock die Ortschaft Oberpfaffenhofen in rund 2000 m Entfernung (Abb. 4). Gegen SO öffnete sich weithin freies Land, in das einzelne Waldparzellen eingestreut waren, die nächste etwa 600 m weit. Diese und die Waldecke im O erschienen unter einem vertikalen Blickwinkel von etwa 1½°. Etwa 200 m südlich verlief ein unauffälliger Maschendrahtzaun schräg zur Luftlinie Futterplatz—Stock.

Abgesehen von diesem Zaun fehlten also im Umkreis von mindestens 600 m optische Landmarken, die den Bienen für ihre Orientierung hätten dienen können.

¹ Für die freundliche Zustimmung zur Durchführung der Versuche auf dem Flugplatz bei Oberpfaffenhofen (Obb.) bin ich der Leitung der Dornier-Werke, insbesondere Herrn Direktor H. FIESER, zu größtem Dank verpflichtet.

Der Beobachtungsstock selbst stand auf einer unten offenen Kiste, die auf vier kurzen Pfosten ruhte. Er war firstförmig überdacht von einer tarnfarbenen Plane, die durch ein Holzgestänge gehalten und mit Seilen verspannt wurde (Abb. 7).



Abb. 2. Die Skizze gibt Aufschluß über die derzeitige Umgebung des Versuchsgeländes, während das Experimentierfeld selbst noch den Zustand vor Anlegung des Flugplatzes zeigt. Bezüglich S_1 , S_2 , F_1 , F_2 , V_1 und V_2 vgl. Text S. 613 u. 633. Maßstabgerechte Skizze nach dem Blatt 712 Gaunting der Topographischen Karte von Bayern 1:25 000, Ausgabe 1909 (einzelne Nachträge 1949)

(Von Unterbau und Dach waren für die Attrappenstockversuche noch zwei weitere Garnituren vorhanden.) Die Schmalseite zeigte in Richtung Futterplatz, so daß die ganze Anlage von dort gesehen sehr unauffällig war.

Das Einsperren der Bienen. Für eine gewisse Zeit sollte den Bienen möglichst ohne größere Beunruhigung der Ausblick auf die weiterwandernde Sonne sowie auf blauen Himmel, an dessen polarisiertem Licht sie den Sonnenstand erkennen können (v. FRISCH 1949, 1950), verwehrt werden. Es erschien dazu zweckmäßig, die Tiere völlig finster einzusperren, wobei das Gefängnis jedoch eine ausreichende



Abb. 3. Blick vom Futterplatz nach NNO



Abb. 4. Blick vom Futterplatz nach W. Dieser Teil des Horizontes und der von Abb. 3 enthielten die auffälligsten Landmarken. — Der Pfeil deutet auf den Stock

Durchlüftung gewährleisten mußte. Deshalb wurden Pappkästchen aus halbsteifem, einseitig schwarzem Karton (schwarze Seite nach innen) gebaut (Abb. 5), deren eingestochene Löcher (*L*) den Zutritt von Luft und die Entfernung des absinkenden Kohlendioxids ermöglichten. Schräg eingesetzte unvollständige Pappzwischenwände (*Z*) in Ober- und Unterteil schirmten das durch die Öffnungen einfallende Licht ab. Bei den Versuchen stand auf dem kreisrunden Loch im Zentrum des Unterteils ein Uhrgläschen (*U*) mit zylindrischem Vorratsglas (*G*) für Zuckerwasser (*Zw*). Ein Filtrierpapierblättchen (*Fp*) verhinderte die Bildung einer größeren Zuckerwasserlache, die zur Verklebung der Bienen Anlaß gegeben hätte. Als Duftplättchen (*D*) diente ein auf eine Nadel gestecktes Pappscheibchen, das auch dem Kästchen den gewohnten Dressurduft (Wacholderöl) verlieh.

Sollten Bienen eingesperrt werden, so wurde die normale Fütterungsvorrichtung mit 0,5—1 molarem Zuckerwasser entfernt und die Kästchenunterteile mit 1,5 bis 2 molarer Lösung aufgestellt. Den Konzentrationsunterschied fanden die Bienen rasch heraus und wechselten dann gerne über. Sobald eine Biene saugte, stülpte

Stockes deren weiße Labormäntel als Attrappen angebracht, um den Bienen immer das gleiche Bild zu bieten.

b) *Messung der Abflugwinkel.* Da heimkehrende Sammlerinnen den Stock so schnell wie möglich zu erreichen suchen, wird ihre mittlere Flugrichtung bei Windstille mit der Luftlinie Futterplatz—Stock zusammenfallen. Diese Richtung bezeichne ich mit 0° . Viele Bienen weichen allerdings beim Start mehr oder weniger vom direkten Weg ab, so daß der erste Teil ihrer Flugbahn mit 0° einen bestimmten Winkel, den „Abflugwinkel“, einschließt. Dieser wird rechts von 0° mit positivem, links davon mit negativem Vorzeichen geschrieben.

Zur Messung des Abflugwinkels diente ein Zielgerät (Abb. 6): An einem senkrechten Rohr (R) war oben ein Metallring befestigt, der eine aufgeschraubte Sperrholzplatte (Sp) mit Teilkreis (T) hielt. Durch das Zentrum von Platte und Teilkreis laufend, steckte im Rohr drehbar eine Gabel (G), in die oben eine Achse (A) mit der aufgelöten Visierstange (VS) von 1,10 m Länge eingelassen war. Zum genauen Zielen trug sie Kimme (Ki) und Korn (Ko). Die Visierstange konnte man also sowohl vertikal als auch horizontal schwenken. Ein an der Gabel festgeschweißter Zeiger (Z) gestattete das Ablesen des gemessenen Winkels auf dem Teilkreis. Ein mit dem Fuß eingegrabenes und durch Verspannungsdrähte im Boden verankertes Stativ (S) von 2 m Höhe hielt den Winkelmesser in seiner Lage. Die Drähte ließen in Richtung Stock einen Sektor von 120° frei. Vor den Messungen wurde das Gerät immer so justiert, daß die Gabel genau senkrecht stand und die Visierlinie in der Stellung 0° auf den Stock zeigte. Fütterung, Einsperren und Freilassung der Häftlinge erfolgten unter der Visierstange.

Um die Bienen über dem Rasen des Platzes gut zu erkennen, legte ich mich langgestreckt auf den Boden. So hoben sie sich gegen den hellen Horizont als dunkle Punkte ab und ließen sich sehr weit verfolgen. Entweder visierte ich die Bienen direkt an oder später den Punkt am Horizont, auf den die Flugrichtung zeigte. Letzteres Verfahren ist bequemer, weil man dabei mit beiden Augen der Biene nachschauen kann. Für die Wertung kamen nur solche Bienen in Frage, die entweder sofort, oder nach Beendigung ihrer Orientierungskreise eine Zeitlang relativ zum Meßgerät eine genau oder wenigstens annähernd radiale Flugrichtung einschlugen. Ob eine Biene radial zum Meßgerät fliegt, kann man daran leicht feststellen, daß sie dabei immer denselben Punkt am Horizont ansteuert. Die Meßgenauigkeit betrug etwa $1-2^\circ$.

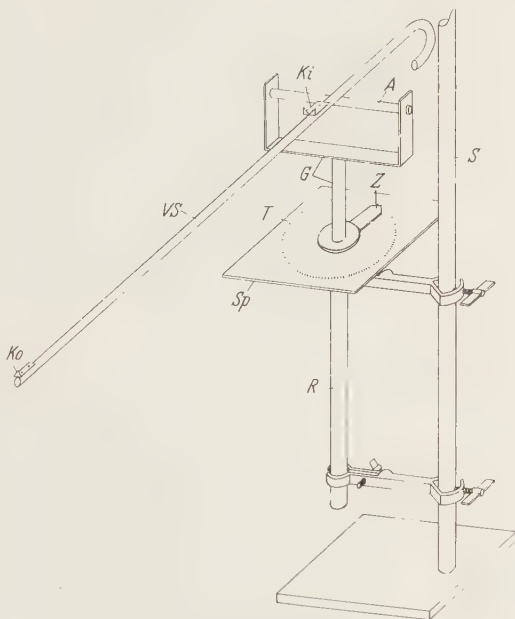


Abb. 6. Das Zielgerät zur Messung der Abflugwinkel. Beschreibung im Text

Zur Ausschließung einer subjektiven Beeinflussung bei der Wahl der Vergleichsbienen wurde jeweils die erste aufs Korn genommen, die sich putzte und dadurch ihren baldigen Abflug ankündigte. Auch waren die Azimutdifferenzen für die Haftdauer zur Zeit der Messungen noch nicht bekannt, da die entsprechenden Unterlagen erst später erstellt werden konnten.

Um den Bienen am Futterplatz keinen Anhalt für ihre Orientierung zu geben, wechselten meine Mitarbeiter und ich, soweit dies technisch möglich war, öfters ihren Standort und die Lage der Gegenstände.

Bei der Winkelmessung machte die Windrichtung ihren störenden Einfluß geltend, sobald die Windstärke etwa 1,5 m/sec überschritt. Es gingen dann viele Werte verloren, und bei Geschwindigkeiten über 2 m/sec wurde die Messung praktisch unmöglich.

Erläuterung des Auswertungsverfahrens. Soweit dies nötig erschien, wurden die einzelnen Versuche statistisch ausgewertet (PÄTAU 1943; LINDER 1957). Der

Mittelwert M errechnet sich aus $M = \frac{\sum x_i}{n}$ wobei x_i eine beliebige Einzelmessung und n die Anzahl der gemittelten Einzelwerte x_i bedeuten. Nach $s^2 = \frac{\sum (x_i - M)^2}{n - 1}$ erhält man die Streuung s^2 ; s ist dann die mittlere quadratische Abweichung. Der mittlere Fehler des Mittelwertes m wird nach der Formel $m = \frac{s}{\sqrt{n}}$ bestimmt.

Ob zwischen zwei Mittelwerten oder einem Mittelwert und dem zugehörigen Erwartungswert ein wesentlicher Unterschied besteht, wurde nach dem üblichen t -Test untersucht, wobei die Größe des Faktors P (Wahrscheinlichkeit) entscheidet.

Die Differenz zwischen den Sonnenazimuten zu Beginn und Ende der Haftzeit wird immer mit δ oder als δ -Wert bezeichnet.

III. Attrappenstockversuche

Zur ersten Information diente eine Versuchsserie, bei der kurz vor Freilassung der 1 Std lang eingesperrten Bienen eine genaue Nachbildung von Stock und Zubehör *dort* aufgestellt wurde, wo diese Bienen nach WOLF ihren Stock zu suchen hätten. Der Beobachtungsstock blieb dabei am alten Platz¹. Die Abb. 7 und 8 zeigen zum Vergleich den Beobachtungsstock und die Attrappe. Die Attrappe stand vom Futterplatz gesehen konstant 15° rechts vom Stock (auf dem Bogen 49,2 m). Dieser Winkel wurde als mittlerer δ -Wert für 1 Std angenommen, denn es fehlte damals noch eine genaue Berechnungsgrundlage. In der Tabelle 2 sind die nachträglich ermittelten wirklichen Differenzen aufgeführt. Wie der Beobachtungsstock war auch die Attrappe 188 m vom Futterplatz entfernt. Sämtliche Versuche dieser Serie fanden bei klarem und warmem Wetter statt.

Beim ersten Versuch kam eine Bienenschar zur Verwendung, die erst wenige Stunden zuvor aus Neulingen zusammengestellt worden war. Nach Besetzung der Kästchen brachten wir die Attrappe an Ort und Stelle. Zur Duftangleichung erhielt sie das Anflugbrettchen des

¹ Ihre richtige Behausung mußte den Bienen nach WOLF also wie ein neuer Stock links von dem ihrigen erscheinen.

Beobachtungsstockes und im Inneren ein am Vorabend dem Stock entnommenes Wabenstück mit gedeckeltem Honig. Trotzdem konnte nach der Freilassung nicht ein einziger Häftling an der Attrappe gesichtet werden, obwohl die Scharbienen an sich schon von weitem leicht am



Abb. 7. Ansicht des Beobachtungsstockes von vorne

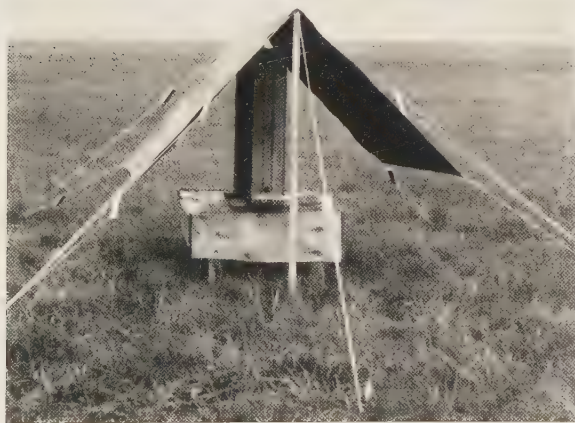


Abb. 8. Ansicht der Attrappe von vorne

weiß markierten Abdomen und an den besonders großen, leuchtenden Farbtupfen auf dem Thorax zu erkennen waren.

Nach Abbruch der Attrappe wurden erneut Bienen eingesperrt. Aber auch bei ihrer Freilassung erhielt die Attrappe keinerlei Zuspruch. Jedoch versuchten mehrere Pollensammlerinnen mit Höschchen hartnäckig in das vergiftete Flugloch einzudringen. Vermutlich kehrten sie von nördlichen Trachtquellen zum Stock heim und mußten dabei an der Attrappe vorbeifliegen. Demnach dürfte also die Attrappe auch für Bienenaugen den gewohnten Verhältnissen nahegekommen sein.

Trotzdem erschien es angesichts des im Sinne WOLFS negativen Ergebnisses nötig, die Ähnlichkeit noch zu verstärken. Der ungewohnte Anblick eines Beobachters und der fehlende Verkehr vor dem Flugloch konnten vielleicht die Häftlinge veranlaßt haben, schon vor Erreichen der Attrappe abzdrehen.

Deshalb setzte ich 4 Tage später mit neuen Bienen eine Wiederholung an. Dabei postierte sich schon vor Beginn des Einsperrens ein Beobachter am Stock, und eine zweite, viel stärkere Schar wurde mit anderem Duft an den Platz dressiert, wo später die Attrappe aufgestellt werden sollte. Beide Scharen vermischten sich nicht. Als es soweit war, hob ich das Zuckerwasserschälchen der zweiten Schar auf das Flugbrettchen der Attrappe, so daß vor dem Stock ein ansehnlicher Flugbetrieb herrschte. Aber auch bei diesem Versuch beachteten die Häftlinge die Attrappe nicht. Eine Biene kam aus Richtung Futterplatz, beschrieb über der Attrappe eine scharfe Kurve und flog dann zum Beobachtungsstock weiter. Ob es sich um einen Häftling handelte, war nicht festzustellen.

Um den Unterschied zwischen Attrappe und Beobachtungsstock noch weiter zu verringern, ließ ich am folgenden Tag die Bienen der zweiten Schar in den Attrappenstock hinein, wo sie in wilder Aufregung den Honig räuberten. Nach kurzer Zeit beteiligten sich daran wohl mehrere Hundert Bienen, so daß der Betrieb vor der Attrappe ebenso

stark wie vor dem Stock war. Viele Bienen sterzelten auch auf dem Flugbrettchen. Bei diesem Versuch konnten 2 Bienen der ersten Schar an der Attrappe erkannt werden. Aber auch sie setzten sich ¹nicht, sondern flogen weiter zu ihrer richtigen Behausung.

Tabelle 2. *Ergebnis der Attrappenstockversuche*

	δ -Wert für die Haftzeit	Anzahl der freigelassenen Bienen	Sicher bei der Attrappe beobachtet
1. Versuch	21 ⁰	11	0
2. Versuch	14,5 ⁰	21	0
3. Versuch	14,5 ⁰	21	0
4. Versuch	18,5 ⁰	21	2

Die Attrappe stand in allen Fällen an derselben Stelle (vom Futterplatz 188 m entfernt und 15° rechts vom Beobachtungsstock).

Die Häftlinge kamen also nicht an die Attrappe, obwohl diese an der Stelle stand, wo die Bienen ihren Stock nach WOLF suchen mußten, und obwohl die Attrappe den gewohnten Verhältnissen bei ihrer Behausung weitgehend glich. Statt dessen passierten fast alle in der fraglichen Zeit am richtigen Stock ein, wie ein Helfer dort beobachtete. (Der Rest mag übersehen worden sein.)

Das entspricht nicht dem Ergebnis, welches nach WOLF zu erwarten war. Es erschien daher angezeigt, seine Versuche genau zu wiederholen.

In der Tabelle 2 ist das Ergebnis dieser 4 Versuche zusammengefaßt.

IV. Einsperrversuche mit Flugzeitmessung

Es sollten nach der Wolfschen Methode die „Flugzeiten“ von einstündig festgehaltenen Bienen zur Normalstelle sowie zu dem um den δ -Wert für die Haftzeit versetzten Stock ermittelt werden.

Die beiden Versuche liefen an verschiedenen Tagen, aber annähernd zur gleichen Tageszeit. Nachdem jeweils die Kästchen besetzt waren, errechnete ich nach einer Azimuttabelle (zusammengestellt von Herrn Dr. SCHMEIDLER, staatliche Sternwarte München) den mittleren δ -Wert (d. h. den Versetzungswinkel) für die Haftzeiten der Serie¹ (vgl. Abb. 1). Sodann wurde die zweite Garnitur (Unterbau und Dach) an der vorausbestimmten Stelle errichtet und alles, außer Unterbau und Stock, an der Normalstelle abgerissen. Kurz vor Beginn der Freilassung brachten wir den Stock selbst an den neuen Platz und versteckten dahinter alle Gerätschaften der Normalstelle. Der gesamte Umbau dauerte etwa 15 min, davon die eigentliche Stockverstellung nur 2—3. Nach jedem Stellungswechsel blieben die Bienen am Futterplatz schlagartig aus, und es dauerte einige Minuten, bis sie sich wieder eingeflogen hatten.

Die Flugzeit der Häftlinge sollte mit entsprechenden Daten von Kontrollbienen verglichen werden. Auch in diesem Fall fanden die beiden Versuche an verschiedenen Tagen statt, und zwar ungefähr um dieselbe Tageszeit wie die Häftlingsversuche, so daß die Versetzungswinkel annähernd gleich waren. Für die Kontrollbienen lag dabei der δ -Wert der dem Abflug vorausgegangenen Stunde zugrunde.

Bei jedem einzelnen Versuch der Tabelle 3 kamen nur solche Bienen zur Verwendung, die vorher noch nie an einem Versuch teilgenommen hatten, den Futterplatz jedoch von mindestens 10 Sammelflügen her kannten. [HERAN (1956) gibt an, daß nach dem 7. Flug im Mittel die durchschnittliche Flugzeit erreicht ist.] Die Freilassung einer Serie dauerte durchschnittlich nicht ganz 30 min. Alle Versuche fanden bei warmem Wetter und nahezu oder völlig wolkenlosem Himmel statt. Die Windrichtung wurde geschätzt, die Windstärke mit einem Schalenanemometer 0,5 m über dem Erdboden gemessen.

Tabelle 3 bringt das Resultat der Versuche.

Wie aus ihr zu entnehmen ist, stimmt das Versuchsergebnis nicht nur mit dem Wolfschen nicht überein, sondern ist ihm direkt entgegengesetzt. So brauchten Eingespernte und Kontrollbienen zum Stock an der Normalstelle ungefähr die gleiche Zeit. Zieht man noch in Rechnung, daß die Kontrollbienen nach Abflug keine Orientierungskreise zogen, während die Eingespernten im Mittel etwa 10 sec kreisten (wobei sie sich allerdings bereits etwas dem Stock näherten), so ergibt sich praktisch

¹ Es mußte dabei interpoliert werden, so daß der richtige Wert öfters nicht genau getroffen wurde. Die wirklichen Werte entnahm ich später aus einer graphischen Darstellung des Sonnenazimutes, angefertigt von Herrn Dr. JAHN, staatliche Sternwarte München. Sie sind in Tabelle 3 enthalten.

Tabelle 3. *Messung der Rückflugzeit von Kontrollbienen und Häftlingen mit und ohne Stockversetzung (Entfernung jeweils 188 m)*

Art der Versuchstiere	Verkehrte vorher am Futterplatz	Stellung des Stockes	δ -Wert für die Stunde vor dem Abflug	„Flugzeit“						Windrichtung und Windstärke (m/sec)	
				Mittel			Ex-treme				
				m	s	n	m	s			
Kontrollbienen	1 Std	normal	19 ⁰	0	28,8	42	0	19	0	36	S—SO; 0,5 - 1,3
Häftlinge	2 Tage	normal	23,5 ⁰	0	38,1	17	0	28	1	11	SW; 0,5
Kontrollbienen	1½ Std	21 ⁰ rechts von der Normalstelle = 69 m auf dem Bogen	20 ⁰	10	14,7	3	4	14	14	44	S—SSO; 0,4—0,7
Häftlinge	2 Std	20 ⁰ rechts von der Normalstelle - 65,5 m auf dem Bogen	20,5 ⁰	17	52,4	11	3	31	46	11	W; 0,6

Die Versuche liefen Ende August bis Anfang September, und zwar alle um die Mittagszeit.

überhaupt kein Unterschied¹. WOLF fand unter diesen Umständen eine beträchtliche Differenz der Flugzeitmittel (vgl. Tabelle 1).

Dagegen besteht ein großer Unterschied zwischen den „Flugzeiten“ zur Normalstelle und denen der Häftlinge zum versetzten Stock. Nach WOLF hätten diese Bienen ungefähr dieselbe Zeit brauchen müssen, wie die Kontrollbienen zur Normalstelle. Aber gerade die Haftbienen suchten besonders lange, so daß ihre „Flugzeit“ besser mit der der Kontrollbienen zum verstellten Stock harmoniert. Zur Beurteilung des angeführten Mittelwertes erscheint noch wichtig, daß außer den gestoppten 11 Bienen noch 6 weitere inhaftiert waren, die jedoch den versetzten Stock überhaupt nicht fanden, obwohl dort noch 32 min nach Freilassung des letzten Häftlings beobachtet wurde. Statt dessen umkreisten sie die Normalstelle, wie sich beim Zurückbringen der Gerätschaften herausstellte. Alle 6 passierten binnen 2 min ein, als der Stock dann wieder am alten Platz stand. Daß ein erheblicher Anteil der Eingesperrten den Stock nicht auffindet, konnte bei anderen Versetzungsversuchen wiederholt bestätigt werden.

¹ Die Kontrollbienen flogen dabei (eventuelle Verzögerungen vor dem Stock eingerechnet) mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von 6,5 m/sec, was gut mit HERANS (1956) Angaben übereinstimmt. HERAN erhielt nach dem modernen Meßverfahren bei 200 m Entfernung und Rücken- bis Seitenwind mit 0,2 bis 0,3 m/sec von 2 Bienen aus 53 beladenen Rückflügen ein Mittel von 6,6 m/sec. WOLFS Bienen erreichten dagegen nur 4,7 m/sec, was abermals darauf hinweist, daß seine „Flugzeiten“ die Orientierungsschleifen am Futterplatz und vor dem Stock mitenthalten.

Nicht ganz so lange wie die Häftlinge brauchten die Kontrollbienen zum versetzten Stock, obwohl auch ihre „Flugzeit“ ziemlich hoch lag. Das sieht so aus, als ob sich die Eingesperreten sogar noch genauer nach der Stelle orientierten, von wo sie ausgeflogen waren. Freilich ist die Zahl der Werte bei den Vergleichsbienen bedauerlich gering. Das hat technische Gründe. Es durften nur Tiere gemessen werden, die von der Normalstelle ausflogen und zum neuen Platz heimkehren mußten. Um die Bienen während des Stellungswechsels am Futterplatz aufzuhalten, wurde das Zuckerwasser währenddessen versteckt. Teilweise ließen sie sich dadurch zum Verbleiben bewegen, aber viele flogen eben doch vorzeitig weg. Manche waren auch während der Versetzung gerade im Stock und entfielen dadurch für die Messung. Man hätte die Bienen vielleicht am Futterplatz einsperren und so festhalten können. Es wurde aber davon abgesehen, weil doch der Vergleich gerade Flugzeiten von nicht eingesperrt gewesenen Bienen erforderte.

Obwohl der angeführte Mittelwert deshalb nur wenig statistisches Gewicht besitzt, steht doch außer Zweifel, daß sich weitere „Flugzeiten“ in ähnlichen Dimensionen bewegt hätten. Denn es ist von vornherein zu erwarten, daß Bienen einen 69 m seitlich verstellten Stock erst nach längerem Suchen finden¹.

Dies bestätigten auch die anderswo beschäftigten Sammlerinnen, denn auch sie hatten große Schwierigkeiten, den Stock aufzufinden. So sahen wir gegen Ende des ersten Versetzungsversuches (1 Std nach der Entführung des Stockes), schätzungsweise über 200 Bienen die Normalstelle umschwärmen, während es am Beobachtungsstock relativ ruhig zuzug.

Die übrigen Versuche (insgesamt waren es 21 dieser Art) bestätigten, daß die Haftbienen an der Normalstelle rasch, am versetzten Stock aber erst nach längerem Suchen eintreffen. Sie brachten noch ein weiteres Ergebnis. Die Bienen finden anscheinend bald heraus, daß nach einer Inhaftierung der Stock nicht immer am alten Platz, sondern manchmal rechts davon steht. Die „Flugzeiten“ zur Normalstelle wurden nämlich länger, die zum versetzten Stock immer kürzer, bis schließlich nach mehreren Versuchen nur noch geringe Unterschiede bestanden.

Ferner stellte sich heraus, daß die Entfernung des versetzten Stockes eine bedeutende Rolle für die Schnelligkeit des Heimfindens spielt. Es wäre wohl auch verwunderlich, wenn die Bienen nicht um so länger

¹ Der entsprechende Wert bei WOLF von 1 min 50 sec entzieht sich leider einer kritischen Beurteilung, weil WOLF erstens weder — wie er es sonst hält — die Einzelwerte, noch die Zahl der gemittelten Messungen anführt und zweitens keine Angaben über den Winkel der Versetzung macht. Gab es vielleicht bei seinen Versuchen in diesem Falle auch Schwierigkeiten? (vgl. Fußnote 1, S. 624).

brauchten, je größer dieser Abstand ist¹. Ferner machen Windrichtung und -stärke sicher ihren Einfluß geltend (s. Tabelle 17)². Schließlich wäre noch zu bedenken, daß schon eine einzige Biene das ganze Ergebnis eines Versuches untypisch verzerren kann, wenn sie sich — was bei beladenen Tieren gar nicht selten vorkommt (v. FRISCH und LINDAUER 1955) — unbemerkt zu einer Rastpause niedersetzt, oder besonders lange vor dem Landen auf dem Flugbrett zögert.

Die an sich ungenauere Meßmethodik und die zum Teil unberechenbaren Einflüsse auf die „Flugzeit“ ließen es geraten erscheinen, mehr der direkten Abflugwinkelmessung zu vertrauen, zumal dabei Kontrollbienen und Eingesperrte simultan gemessen werden können und der Stock an seinem Platz verbleibt.

V. Messung der Heimflugrichtung

Vorbemerkungen. Wenn die Bienen nach einer längeren Dunkelhaft den neuen Sonnenstand nicht tageszeitgerecht einkalkulieren können, so muß ihre mittlere Flugrichtung beträchtlich von der Luftlinie zum Stock (0°) abweichen. Im anderen Fall darf bei Windstille zwischen ihrem durchschnittlichen Abflugwinkel und 0° kein wesentlicher Unterschied bestehen.

Leider wirken auf die Flugrichtung vor allem der Wind und vielleicht noch andere Faktoren ein. Diese Einflüsse können jedoch weitgehend ausgeschaltet werden, indem man den mittleren Abflugwinkel der Häftlinge nicht mit 0°, sondern mit dem der Kontrollbienen vergleicht. Voraussetzung dazu ist, daß man stets die Abflugwinkel von Häftlingen und Kontrollbienen um die gleiche Zeit mißt, denn so sind beide bei ihren Flügen den gleichen äußeren Bedingungen unterworfen. Sämtliche Winkelmeßversuche waren nach diesem Prinzip angelegt.

¹ Bedauerlicherweise führt WOLF für seine Versuche weder Jahres- noch Tageszeit an. Nach einer Datumsangabe (28. 6.) im vorausgehenden Teil der Arbeit ist zu vermuten, daß seine Versuche wohl im Juli stattfanden. In dieser Jahreszeit variiert die Winkelgeschwindigkeit der Sonne am stärksten und beträgt für 1 Std in München am Morgen und Abend etwa 10°, während sie um die Mittagszeit bis 33° steigt. Morgens wäre also der Stock auf dem Bogen bei 150 m Entfernung zwischen Futterplatz und Stock um 26 m, mittags aber um 86 m zu versetzen. Gibt seine Zeichnung (vgl. S. 612 Abb. 1) die tatsächlichen experimentellen Verhältnisse wieder, so betrug der Versetzungswinkel 30°. Das bedeutet eine Entfernung von 78,5 m zwischen altem und neuem Platz. Die angeführten Mittelwerte erscheinen dann erstaunlich niedrig. Um vergleichen zu können, müßten also alle Werte von Stockversetzungsversuchen annähernd zur selben Tageszeit erfaßt worden sein, und zwar jeweils möglichst kurz hintereinander.

² Auch über die Windverhältnisse fehlen bei WOLF Angaben. Anscheinend herrschte jedoch bei seinen Versuchen wenigstens teilweise starker Rückenwind, denn zwei seiner Bienen flogen mit der erstaunlichen Geschwindigkeit von 15 m/sec. Darunter ist auch eine Eingesperrte auf dem Flug zum versetzten Stock (vgl. Tabelle 1).

Die meisten *Kontrollbienen* flogen nach Füllung ihrer Honigblase sofort gerichtet weg. Allerdings holten sie dabei nicht selten weit nach rechts oder links aus, so daß ihr Flug zu einem flachen Bogen wurde. Die Abflugwinkel verteilten sich deshalb auf einen ziemlich großen Sektor (s.z. B. Abb. 9).

Die *Haftbienen* verhielten sich ganz anders. Manche schossen zwar auch unmittelbar nach Öffnung des Kästchens geradlinig davon, aber

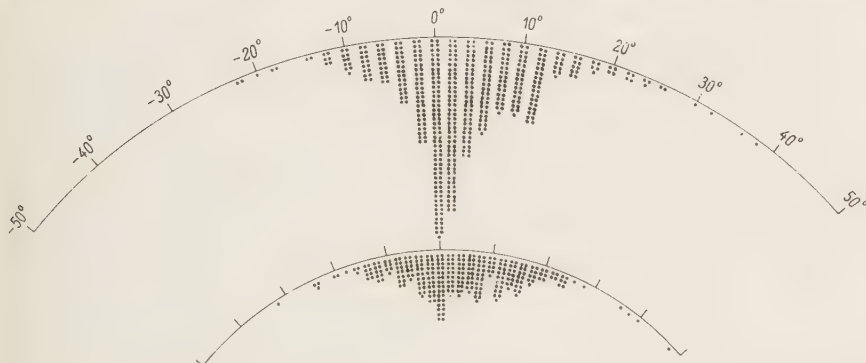


Abb. 9. Versuchsguppe mit einstündiger Dunkelhaft. Abflugwinkel der Kontrollbienen (oben) und Haftlinge (unten). Wie bei allen derartigen Darstellungen bedeutet jeder Punkt eine Messung, 0° die Richtung zum Stock

das geschah relativ selten. Meist zogen sie nach dem obligatorischen „Spritzen“ mehr oder weniger ausgedehnte Orientierungsschleifen in dem Bereich $0^\circ \pm 90^\circ$. Dabei kam es häufig vor, daß eine Biene, nachdem sie sich bereits aus dem engeren Umkreis des Futterplatzes entfernt hatte, ein Stück weit zurückkehrte, bevor sie sich zu einer bestimmten Richtung entschloß¹.

Sämtliche Winkelmeßversuche fanden an ausgesprochenen Schönettertagen statt mit entweder völlig freiem Himmel oder nur so schwacher Bewölkung, daß die Sonne ständig zu sehen war. (Die Windverhältnisse bei den einzelnen Versuchsguppen sind in Tabelle 17 zusammengefaßt.)

Versuche mit einstündiger Dunkelhaft. In Anlehnung an WOLF wurden zunächst vier ganztägige Versuche mit einstündiger Haftdauer durchgeführt. Zur statistischen Auswertung faßte ich alle Versuche

¹ Um die Variationsbreite zu verringern, klebten wir bei einem Versuch allen Bienen ein Bleiplättchen von 8,9 mg Gewicht auf den Thorax. Ich hoffte, daß die Haftlinge wegen der Belastung ruhiger flögen (G. SCHIFFERER 1952) und so ihren Kurs geradliniger einhielten. Jedoch entsprachen sie nicht der Erwartung. Zwar war die Streuung der Vergleichsbienen etwas kleiner als sonst, aber die Eingesperren ließen sich nicht beeinflussen (Prozentsatz der meßbaren Tiere und Streuung wie zuvor).

zusammen¹. Abb. 9 enthält alle protokollierten Abflugwinkel. Das Ergebnis der statistischen Auswertung zeigt Tabelle 4. Die Berechnung ergab, daß zwischen den beiden Mittelwerten nur ein zufälliger Unterschied besteht ($P = 0,54$).

Dieses Resultat steht also ebenso wie das der Versuche zur Flugzeitmessung im direkten Widerspruch zu den Angaben WOLFs. Nach ihm hätte der Abflugwinkel der Häftlinge auf jeden Fall im Vergleich zu den Kontrollbienen bedeutend weiter rechts liegen müssen.

Allerdings könnte man einwerfen, an diesem Ergebnis sei das Lernvermögen der Bienen schuld. Während nämlich WOLF seine Versuchs-tiere nach jeder Messung tötete, ließ ich meine am Leben². Dadurch konnte aber ein und dieselbe Biene wiederholt eingesperrt und gewertet werden. Es wäre nun denkbar, daß die Haftbienen zwar beim ersten Male den von WOLF angegebenen Rechtskurs steuerten, sich aber später weiter links hielten, weil sie nach der ersten Haft den Stock nicht dort fanden, wohin sie die Sonne geführt hatte.

Eine Nachprüfung des Einwandes gestattet der 3. Versuch, bei dem eine neue Schar aus noch nie eingesperrt gewesenen Bienen zur Verwendung kam. Abb. 10 bringt die Flugrichtungen nach der 1., 2. und 3. Dunkelhaft, Tabelle 5 das Ergebnis der statistischen Auswertung:

Tabelle 4. Gesamtergebnis der Versuchsgruppe mit einstündiger Dunkelhaft

	M	m	n
Häftlinge .	$+ 3,55^0$	$\pm 0,66^0$	294
Kontrollbienen .	$+ 3,14^0$	$\pm 0,34^0$	527

Tabelle 5. Ergebnis des 3. Versuches bei getrennter Auswertung der Abflugwinkel nach der 1., 2. und 3. Inhaftierung im Vergleich mit dem Gesamtergebnis

	Messungen nach der			Insgesamt
	1. Haft	2. Haft	3. Haft	
M	$-1,79^0$	$+1,11^0$	$+1,86^0$	$+0,24^0$
m	$\pm 2,61^0$	$\pm 2,10^0$	$\pm 2,89^0$	$\pm 1,45^0$
n	19	18	14	51

Wie leicht zu erkennen ist, fand also ein Lernvorgang im Sinne des Einwandes nicht statt. Vielmehr bestehen zwischen den Mittelwerten der Spalten 2 (M_1), 3 (M_2) und 4 (M_3) nur unwesentliche Unterschiede. (P für $M_1/M_2 = 0,40$; P für $M_2/M_3 = 0,84$; P für $M_1/M_3 = 0,36$.) Also hat die wiederholte Wertung einer Biene als Häftling keinen verfälschenden Einfluß auf das Ergebnis, und der obige Einwand darf als widerlegt gelten.

Schließlich sollte noch untersucht werden, ob nicht doch irgendein Zusammenhang zwischen dem Winkel der Sonnenwanderung während

¹ Eine getrennte Auswertung jedes einzelnen Versuches erschien angesichts der großen Variationsbreite nicht zweckmäßig.

² Es hätte zuviel Zeit gekostet, ständig die Schar zu ergänzen und abzuwarten, bis die neuen Bienen eingeflogen waren.

der Gefangenschaft und den Abflugwinkeln der Haftbienen besteht. Ich suchte deshalb zu jeder Messung den nach WOLF zu erwartenden Winkel ($= \delta$ -Wert für die Haftzeit) und faßte alle Abflugwinkel mit gleichem Erwartungswert in Gruppen zusammen. Da die Anzahl der Werte je Gruppe häufig für eine statistische Auswertung zu gering war, vereinigte ich immer je drei benachbarte Gruppen zu einer Klasse. Für die einzelnen Klassen wurde dann folgendes berechnet: Klassenmittel, seine Abweichung vom Erwartungswert (m. A.) und die Wahrscheinlichkeit P dafür, daß die Differenz zwischen Mittelwert und Erwartungswert als zufällig zu betrachten ist.

Zum Vergleich dienen wieder entsprechende Daten von Kontrollbienen. Da es bei ihnen keine Haftzeit gibt, wählte ich als Gruppierungsprinzip den δ -Wert für die Stunde vor der Messung. Auf diese Weise gerieten die zur gleichen Zeit erfaßten Kontroll- und Haftbienen in die-

selbe δ -Gruppe. Vor der Berechnung wurden dann die Gruppen analog dem Verfahren bei den Häftlingen in Klassen zusammengefaßt.

Tabelle 6 und Abb. 11 bringen das Ergebnis.

Wie der Faktor P in Tabelle 6 zeigt, ist in allen δ -Klassen die Differenz zwischen dem mittleren Abflugwinkel der Eingesperrten und dem Wolf-schen Erwartungswert gut gesichert. Also gibt auch dieser Teil der Versuchsauswertung keinen Anhaltspunkt für eine Abhängigkeit des Abflugwinkels von der Veränderung des Sonnenstandes während der Haft. Indes ließ der relativ hohe mittlere Abflugwinkel für die niedrigen δ -Bereiche den Verdacht auftauchen, die Bienen könnten sich vielleicht bei kleinen Azimutdifferenzen noch direkt nach dem augen-

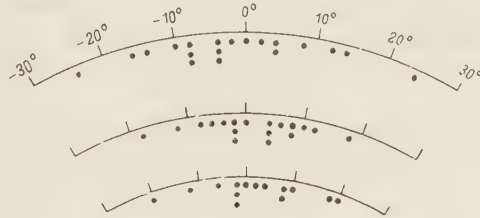


Abb. 10. Abflugwinkel der Häftlinge des 3. Versuches nach ihrer 1. (oben), 2. (Mitte) und 3. (unten) Dunkelhaft

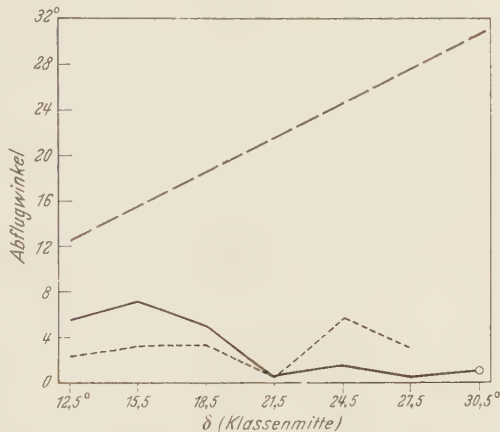


Abb. 11. Versuchsgruppe mit einstündiger Haftzeit. Mittlerer Abflugwinkel der Häftlinge — und Kontrollbienen - - - - in den einzelnen δ -Klassen im Vergleich mit dem Erwartungswert nach WOLF — — —. $\circ$ Kurvenpunkt nicht gesichert, da n zu klein

blicklichen Sonnenstand richten, und die Kompensation der Sonnenwanderung mit Hilfe des Zeitsinnes würde erst bei größeren δ -Beträgen einsetzen. Unter natürlichen Bedingungen bleiben die Bienen zwar nicht

Tabelle 6. *Ergebnis der Versuchsgruppe mit einstündiger Haft bei Aufgliederung der Abflugwinkel in δ -Klassen von je 3° Umfang*
Erläuterungen im Text.

δ (Klassen-Mitte)		Häftlinge	Kontrollbienen
12,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 5,51° 45 — 6,99° 0,0003	+ 2,28° 122
15,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 7,11° 63 — 8,39° < 0,0002	+ 3,19° 119
18,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 4,94° 51 — 13,56° < 0,0002	+ 3,30° 88
21,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 0,45° 44 — 21,05° < 0,0002	+ 0,39° 46
24,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 1,48° 31 — 23,02° < 0,0002	+ 5,62° 89
27,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 0,48° 58 — 27,02° < 0,0002	+ 2,98° 63
30,5°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 1,00° 2 — 29,50° —	— —

Tabelle 7. *Gesamtergebnis der Versuchsgruppe mit halbstündiger Dunkelhaft*

	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>n</i>
Häftlinge .	+ 2,04°	± 0,81°	99
Kontrollbienen .	+ 3,46°	± 0,40°	211

Tabelle 8. *Ergebnis der Versuchsgruppe mit halbstündiger Haft bei Aufgliederung der Abflugwinkel in δ -Klassen von je 2° Umfang*

δ (Klassen-Mitte)		Häftlinge	Kontrollbienen
6°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 0,53° 15 — 5,47° 0,017	+ 3,12° 73
8°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 2,64° 47 — 5,36° < 0,0002	+ 4,05° 74
10°	<i>M</i> <i>n</i> m.A. <i>P</i>	+ 1,89° 37 — 8,11° < 0,0002	+ 3,16° 64

Nähres im Text S. 627.

selten über 1 Std beim Sammeln aus, aber im allgemeinen und zumal bei nahen Trachtquellen werden sie doch früher heimkehren. Unter diesen Bedingun-

gen würde das Fehlen der Kompensation noch keine sehr große Störung bei der Orientierung verursachen.

Versuche mit halbstündiger Dunkelhaft. Zur Nachprüfung dieser Vermutung führte ich im September, als die Winkelgeschwindigkeit der Sonne nicht mehr so hohe Beträge erreichte wie im Hochsommer, 2 Winkelmeßversuche mit halbstündiger Haftzeit durch. Die Messungen und ihre Auswertung (beide Versuche gemeinsam) wurden so wie bei

den Versuchen mit einstündiger Haftzeit vorgenommen. Abb. 12 gibt die gewonnenen Meßwerte wieder, Tabelle 7 das Ergebnis der statistischen Auswertung.

Die Differenz zwischen den beiden Mittelwerten ist statistisch nicht gesichert ($P=0,075$). Besonders auffallend ist, daß die Eingesperrten sich diesmal sogar noch genauer an die Stockrichtung hielten als die Kontrollbienen.

Zur Untersuchung, ob zwischen dem Winkel der Sonnenwanderung und dem Abflugwinkel ein Zusammenhang besteht, wurden die Einzelwerte wieder nach dem auf S. 627 beschriebenen Verfahren in δ -Klassen (diesmal

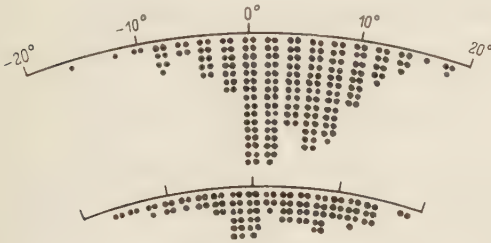


Abb. 12

Abb. 12. Versuchsguppe mit halbstündiger Haftzeit. Abflugwinkel der Kontrollbienen (oben) und Häftlinge (unten) vom Futterplatz

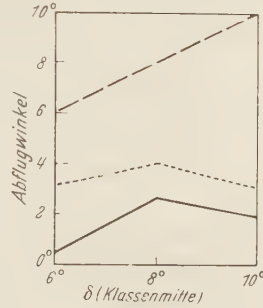


Abb. 13

Abb. 13. Versuchsguppe mit halbstündiger Haftzeit. Vgl. Text zu Abb. 11

von 2° Umfang) aufgegliedert. Es ergab sich folgendes Bild (Tabelle 8 und Abb. 13).

Demnach harmonisiert auch dieses Versuchsergebnis nicht mit den Wolfschen Angaben. Leider ist die Zahl der Messungen in der Klasse 6° zu gering, um eine ausreichende Sicherung der Differenz zwischen dem Durchschnitt der Häftlinge und dem Wolfschen Erwartungswert zu gestatten. Doch darf schon auf Grund des P -Wertes ihre Zufälligkeit stark angezweifelt werden. Vergleicht man noch dazu den Mittelwert der Kontrollbienen in dieser Klasse und beachtet, daß die Abweichung der Häftlinge gegen die genaue Stockrichtung nur 0,53° ausmacht, so kann wohl auch in diesem Falle eine Abhängigkeit vom δ -Wert verneint werden. Für die übrigen Klassen, bei denen die Differenz gut gesichert ist, steht dies außer Frage. Das bedeutet aber, daß die Bienen auch nach kurzer Dunkelhaft mit Azimutdifferenzen unter 10° die Wanderung der Sonne bei ihrer Orientierung einberechnen.

Versuche mit zwei- und dreistündiger Dunkelhaft. Obwohl das Ausgangsproblem bereits nach dem bisherigen Teil der Untersuchungen weitgehend geklärt schien, sollten doch noch Versuche mit besonders langer Einschließung durchgeführt werden, weil das Ergebnis um so

deutlicher sein muß, je länger die Bienen eingesperrt sind. Doch wurden die Ergebnisse in anderer Beziehung getrübt. Viele Bienen waren nach so langer Haftzeit ermattet und ruhten sich nach ihrer Befreiung aus, manche erst, nachdem sie bereits eine Strecke weit geflogen waren. Sie kreisten auch stärker, und es ergab sich eine höhere Streuung. Vergleicht man den Prozentsatz der meßbaren Häftlinge und die mittlere quadratische Abweichung s bei den gesamten Winkelmeßversuchen, so ergibt sich folgendes Bild (Tabelle 9):

Tabelle 9. *Einfluß der Haftdauer auf das Verhalten der Bienen*

	Dauer der Haftzeit			
	$\frac{1}{2}$ Std	1 Std	2 Std	3 Std
Anteil der meßbaren Häftlinge	66 %	58 %	53 %	36 %
s	$\pm 8,03^0$	$\pm 11,31^0$	$\pm 14,22^0$	$\pm 10,58^0$

Natürlich kann die Einsperrdauer sich nicht in einer Verlagerung des Mittelwertes äußern, denn es ist damit keine Bevorzugung einer bestimmten Richtung verbunden.

Auch mit zweistündiger Haftzeit wurden 2 Versuche angesetzt und wie bisher durchgeführt. In Abb. 14 sind die aufgenommenen Abflugwinkel enthalten, Tabelle 10 bringt das Gesamtergebnis.

Tabelle 10. *Gesamtergebnis der Versuchsgruppe mit zweistündiger Dunkelhaft*

	M	m	n
Häftlinge .	$+0,82^0$	$\pm 2,28^0$	39
Kontrollbienen .	$+0,39^0$	$\pm 0,63^0$	107

Auch in dieser Versuchsgruppe besteht kein statistisch gesicherter Unterschied zwischen den Mittelwerten der Häftlinge und Kontrollbienen ($P=0,81$). Besonders bemerkenswert ist die geringe Differenz gegenüber der genauen Stockrichtung bei den Häftlingen, die doch nach WOLF in diesem Falle weit nach rechts hätten steuern müssen.

Die Aufschlüsselung der Messungen nach δ -Klassen (hier von je 5^0 Umfang wegen der geringeren Wertezahl) lieferte einen neuen schlagenden

Tabelle 11. *Ergebnis der Versuchsgruppe mit zweistündiger Haftzeit bei Aufgliederung der Abflugwinkel in δ -Klassen von je 5^0 Umfang*

δ (Klassen-Mitte)		Häftlinge	Kontrollbienen
27,5 ⁰	M n m.A. P	$+0,73^0$ 11 $-26,77^0$ 0,0004	$+0,92^0$ 37
32,5 ⁰	M n m.A. P	$+0,50^0$ 20 $-32,00^0$ $<0,0002$	$+2,24^0$ 17
37,5 ⁰	M n m.A. P	$+1,75^0$ 8 $-35,75^0$ $<0,0002$	$-0,57^0$ 53

Näheres im Text S. 627.

Beweis dafür, daß den Bienen auch nach Dunkelhaft die Einrechnung der Sonnenwanderung für ihre Orientierung gelingt (Tabelle 11 und Abb. 15). Nach der Größe von P steht für sämtliche Klassen außer Zweifel, daß echte Unterschiede zwischen dem Mittelwert der Häftlinge und dem Erwartungswert nach WOLF bestehen.

Mit dreistündiger Haftdauer wurde nur ein Versuch unternommen. Leider gingen unter diesen Umständen schon so viele Werte verloren (vgl. Tabelle 9),

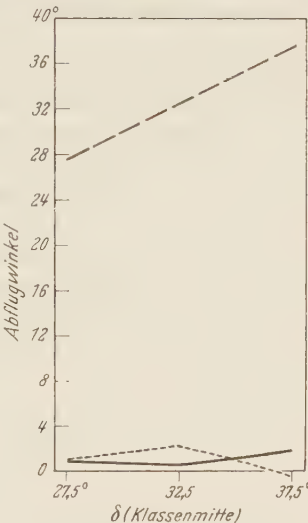


Abb. 15

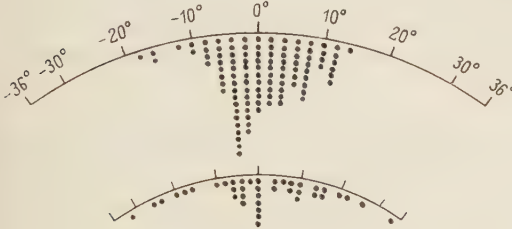


Abb. 14

Abb. 14. Versuchsgruppe mit zweistündiger Haftzeit. Abflugwinkel der Kontrollbienen (oben) und Häftlinge (unten) vom Futterplatz

Abb. 15. Versuchsgruppe mit zweistündiger Haftzeit. Vgl. Text zu Abb. 11

daß eine Aufgliederung der Messungen in einzelne δ -Klassen nicht möglich war. Deshalb seien nur die Messungen (Abb. 16) sowie das Resultat der statistischen Berechnungen (Tabelle 12) angeführt. Doch spricht das Ergebnis für sich, zumal wenn man noch

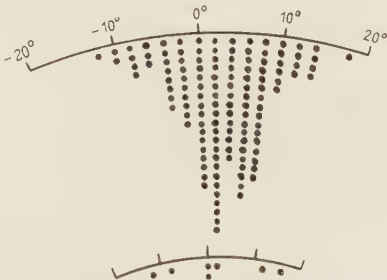


Abb. 16. Versuch mit dreistündiger Haftzeit. Abflugwinkel der Kontrollbienen (oben) und Häftlinge (unten) vom Futterplatz

Tabelle 12. Gesamtergebnis des Versuchs mit dreistündiger Haftdauer

	M	m	n
Häftlinge .	+ 3,25°	± 3,74°	8
Kontrollbienen .	+ 2,95°	± 0,49°	130

bedenkt, daß der nach WOLF zu fordernde Abflugwinkel für die Häftlinge zwischen 43° und 58° lag. Der Unterschied zwischen beiden Mittelwerten ist statistisch nicht gesichert ($P = 0,89$).

Zusammenfassend kann also festgestellt werden: Der von WOLF angegebene falsche Abflugwinkel nach zeitweiliger Dunkelhaft konnte auf

dem Flugplatz Oberpfaffenhofen trotz vieler Versuche nicht reproduziert werden. Vielmehr flogen die Häftlinge ebenso wie die nicht eingesperrt gewesenen Kontrollbienen recht genau in der Richtung zum Stock ab. Auch ließ sich bei keinem Versuch ein Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der Sonnenwanderung während der Inhaftierung und dem im Durchschnitt gewählten Abflugwinkel erkennen.

Vorausgesetzt, das Gelände war hinreichend arm an Landmarken, so daß die Bienen sich ausschließlich nach der Sonne richten mußten, dann beweisen die Versuche, daß der Zeitsinn der Bienen auch unter den erschwerten Bedingungen einer Gefangenschaft im Dunkeln weiterarbeitet und ihnen in Verbindung mit ihrer Kenntnis vom täglichen Sonnengang eine exakte Orientierung gestattet. Trifft obige Voraussetzung zu, so ist damit der auf S. 612 dargelegte Widerspruch dahingehend aufgeklärt, daß WOLF bei seinen Versuchen einem Irrtum unterlegen ist¹.

VI. Untersuchungen über die Brauchbarkeit meines Geländes im Vergleich mit dem Wolfschen

Allgemeine Beobachtungen auf dem Flugplatz. Nach den vorherigen Ausführungen war es für die endgültige Klärung des gestellten Problems von entscheidender Bedeutung zu beweisen, daß sich die Bienen bei meinen Versuchen tatsächlich nur nach der Sonne und nicht nach optischen Landmarken orientierten.

Anhaltspunkte gab bereits das Verhalten der Bienen. Wie bei WOLF flogen sie niedrig, d. h. nur etwa 1—1,5 m über dem Boden, während sie — wie man sich leicht überzeugen kann — sonst etwa 2—3 m Höhe bevorzugen (v. FRISCH und M. LINDAUER 1955). Auch kann die Beobachtung WOLFS bestätigt werden, daß die Bienen allen Gegenständen oder Personen größte Aufmerksamkeit schenken. Auf dem Weg zwischen Futterplatz und Stock wurden wir gewöhnlich von einer größeren Anzahl Bienen begleitet, und wenn wir uns in anderer Richtung von Stock oder Futterplatz entfernten, so folgten sie uns oft über viele hundert Meter. Das deutet darauf hin, daß die Bienen nach weiteren Anhaltspunkten für ihre Orientierung suchten. Sicher wäre es auch zu den von WOLF erwähnten Schwierigkeiten bei der Dressur gekommen, wenn dem nicht ein Dressurduft (Wacholderöl) vorgebeugt hätte.

¹ Es wäre wohl auch kaum einzusehen, warum den Bienen diese Fertigkeit mangeln sollte. Eine Inhaftierung schafft nämlich gar nicht so künstliche Bedingungen, wie es auf den ersten Blick vielleicht erscheinen mag. Denn auch unter natürlichen Verhältnissen wird ihr Sammeln oft durch einen Regenguß unterbrochen, und sie müssen dann im Stock (ähnlich wie in den Einsperrkästchen) einige Zeit untätig abwarten. Wenn sie anschließend die alte Trachtquelle wiederfinden wollen, so sind sie (mindestens in markenarmem Gelände) auf die genannte Fähigkeit angewiesen, wenn ihnen nicht bedeutende Fehler unterlaufen sollen.

Nachweis der reinen Sonnenorientierung auf dem Flugplatz und Nebenergebnisse. Als ein wesentliches Kriterium (an dem auch WOLF die Orientierung der Bienen relativ zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen erkannt hatte) kann man das Verhalten von Bienen betrachten, die am Futterplatz eingesperrt und an einem anderen Platz freigelassen werden. Benutzen sie nur die Sonne für ihre Orientierung, weil andere optische Anhaltspunkte fehlen, so werden sie parallel zur Richtung Futterplatz—Stock fortfliegen, denn sie konnten die Versetzung nicht bemerken. Auf seinem Versuchsplatz hatte WOLF dieses Verhalten beobachtet.

Zur Prüfung meines Geländes sperrte ich bei einem Vorversuch am Futterplatz (der Stock stand hierzu 8,5⁰ südlich von West und in 188 m Entfernung) Bienen in Kästchen und ließ sie kurz darauf 200 m nördlich frei. Ihr direkter Heimflugweg betrug von dort 294 m. Ein Beobachter stoppte ihre Ankunft am Stock. Es ergaben sich dabei folgende Rückflugzeiten (Tabelle 13):

Tabelle 13. Heimflugzeiten von Bienen, die am Futterplatz eingesperrt und 200 m nördlich davon freigelassen wurden

m	s	m	s	m	s
2	26	6	01	12	34
3	00	8	18	16	44
4	15	8	34	19	30
5	45	9	44	20	57
$M = 9\text{ m } 49\text{ s}$					

Hätten sich die Bienen nach Landmarken orientiert, so wäre die lange Flugzeit von durchschnittlich 9 min 49 sec unverständlich. Vielmehr hätten sie dann bei einer mittleren Geschwindigkeit von 6,5 m/sec (vgl. Fußnote 1, S. 622) im Durchschnitt nur 45 sec brauchen dürfen.

Um dieses Verhalten noch genauer zu prüfen, führte ich weitere Versuche nach dem Winkelmeßverfahren durch. Der Futterplatz (F_2) lag bei diesen Experimenten nahe der alten Stelle, der Stock (S_2) stand dazu aber 12⁰ westlich von N in 180 m Entfernung (Abb. 2). Am Futterplatz wurden Bienen in Kästchen eingesperrt und entweder am Versetzungsplatz V_1 , 180 m westlich des Futterplatzes, oder bei V_2 , 180 m westlich des Stockes, freigelassen (Abb. 17 und 2).

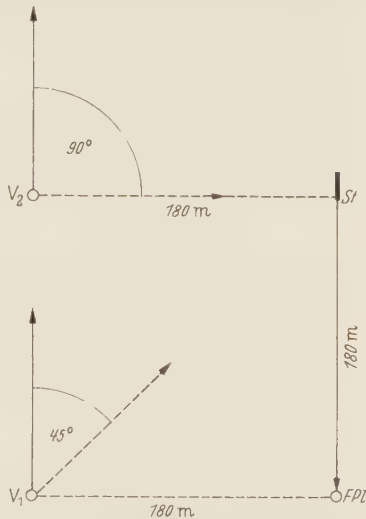


Abb. 17. Lageskizze zu den Versetzungsversuchen. Erwartete Abflugrichtung von den Versetzungsplätzen V_1 und V_2 bei Anwesenheit von Landmarken (gestrichelte Pfeile) und bei ausschließlicher Sonnenorientierung (ausgezogene Pfeile)

Bei V_1 bzw. bei V_2 stand jeweils das Winkelmeßgerät, um die Bienen nach dem Start anpeilen zu können. Die Visierlinie zeigt in der Stellung 0^0 in die Erwartungsrichtung bei tageszeitgerechter Orientierung nach der Sonne, d. h., sie verlief parallel zur Richtung Futterplatz—Stock. War das Gelände für die Bienen orientierungsmarkenlos, so mußte ihre mittlere Flugrichtung also (vom Wind abgesehen) 0^0 betragen. Orientierten sie sich aber nach Landmarken, so war bei V_1 bzw. V_2 die Richtung 45^0 bzw. 90^0 zu erwarten.

Beim ersten Versuch wurden Bienen 1 Std lang eingesperrt und dann bei V_1 freigelassen. Das Ausmaß der Sonnenwanderung während der

Tabelle 14. *Gesamtergebnis des 1. Versuchs. Freilassung einstündig inhaftierter Bienen bei V_1*

	Messungen nach der		
	1. Versetzung	2. Versetzung	3. Versetzung
M	$-0,54^0$	$+6,70^0$	$+9,20^0$
m	$\pm 1,58^0$	$\pm 1,90^0$	$\pm 2,31^0$
n	41	23	20

Haftstunde variierte für die einzelnen Bienen zwischen 10^0 und 24^0 . Die Einzelmessungen sind in Abb. 18, das Gesamtergebnis in Tabelle 14 enthalten.

Beim zweiten Versuch brachte ich die Bienen ebenfalls nach V_1 , aber diesmal waren sie nur für den Transport eingesperrt. Die hierzu benötigte Zeit lag zwischen

4 und 10 min, so daß für alle Bienen die Differenz des Sonnenazimutes während der Haft $1-2^0$ betrug. Das Ergebnis dieses Versuchs bringen Abb. 19 und Tabelle 15.

Tabelle 15. *Gesamtergebnis des 2. Versuchs. Freilassung der 4—10 min eingesperrten Bienen bei V_1*

	Messungen nach der		
	1. Versetzung	2. Versetzung	3. Versetzung
M	$+1,70^0$	$+11,00^0$	$+12,33^0$
m	$\pm 1,24^0$	$\pm 1,73^0$	$\pm 2,41^0$
n	40	24	12

Tabelle 16. *Gesamtergebnis des 3. Versuchs. Freilassung der 7—11 min eingesperrten Bienen bei V_2*

	Messungen nach der	
	1. Versetzung	2. Versetzung
M	$+0,91^0$	$+8,62^0$
m	$\pm 2,02^0$	$\pm 1,46^0$
n	22	13

Sonne währenddessen um $3-4^0$ weiterbewegt. Das Resultat zeigen Abb. 20 und Tabelle 16.

Das Ergebnis ist in mehrfacher Hinsicht aufschlußreich. Zunächst bestätigt es einerseits die Beobachtungen WOLFS bezüglich der Orientierung der Bienen nach der Sonne und beweist andererseits, daß die Bienen auf meinem Versuchsgelände wirklich nur die Sonne für ihre Orientierung verwendet haben. Zwischen den mittleren Abflugwinkeln nach der

ersten Versetzung und 0° bestehen in keinem Fall wesentliche Unterschiede (P für den ersten Versuch 0,74, den zweiten Versuch 0,18 und den dritten Versuch 0,66).

Es wurde außerdem beobachtet, daß die Bienen, so weit sie mit dem Auge gegen den hellen Horizont zu verfolgen waren, die einmal eingeschlagene Hauptrichtung beibehielten. Daher kann auch nicht eingewendet werden, sie hätten für die ersten Meter die gewohnte, aber jetzt irreführende Richtung gewählt, diese aber gleich danach auf Grund von Landmarken korrigiert.

Die Versuche bekräftigten weiter das Resultat der Flugzeit- und Winkelmessungen an Häftlingen ohne Versetzung, denn die Tiere des ersten Versuchs verhielten sich nach der ersten Versetzung nicht anders, als bei Freilassung am Futterplatz.

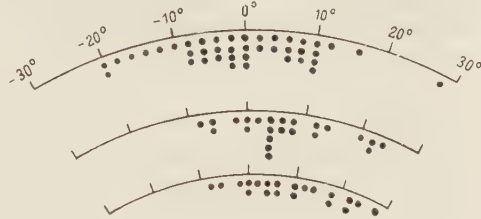


Abb. 18. Abflugwinkel der einstündig inhaftierten Bienen von V_1 (vgl. Abb. 17) nach ihrer 1. (oben), 2. (Mitte) und 3. (unten) Versetzung. Bei dieser und den Abb. 19 und 20 ist 0° die Erwartungsrichtung bei ausschließlich tageszeitgerechter Sonnenorientierung

Sie lassen ferner vermuten, daß die Bienen auch noch bei so kleinen Azimutdifferenzen wie $3-4^\circ$ (3. Versetzungsversuch) die Sonnenwanderung für ihre Orientierung einrechnen können. Wäre das nicht der Fall gewesen, so hätte der mittlere Abflugwinkel zumal bei Seitenwind von rechts (s. S. 636) nicht so nahe bei 0° , sondern mehr bei $3,5^\circ$ liegen

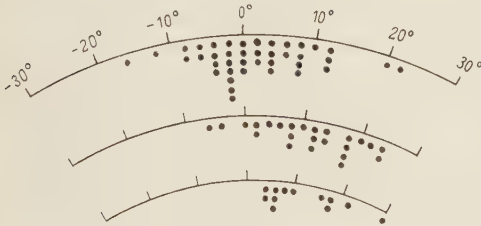


Abb. 19

Abb. 19. Abflugwinkel der 4—10 min eingesperrten Bienen von V_1 nach ihrer 1. (oben), 2. (Mitte) und 3. (unten) Versetzung

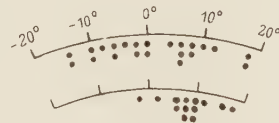


Abb. 20

Abb. 20. Abflugwinkel der 7—11 min eingesperrten Bienen von V_2 nach ihrer 1. (oben) und 2. (unten) Versetzung

müssen. Allerdings läßt sich die Differenz des Mittelwertes gegen $3,5^\circ$ nicht statistisch sichern ($P = 0,22$), weil die Zahl der Werte zu gering ist.

Im Gegensatz dazu liegt beim zweiten Versuch der Durchschnittswinkel nach der ersten Versetzung relativ hoch, so daß P für den Unterschied gegen 0° bereits nahe an die Grenze (0,05) gerückt ist, wo auch der Statistiker berechnete Zweifel an der Vereinbarkeit dieses Wertes

mit 0° zu hegen beginnt. Viel besser stimmt der Durchschnittswinkel mit der bei fehlender Einkalkulierung der Azimutdifferenz zu erwartenden Abflugrichtung ($1,5^\circ$ im Mittel) überein ($P = 0,88$).

Es sieht also so aus, als hätten die Bienen die geringfügige Änderung des Sonnenstandes — während der Zeitspanne von 4—10 min — nicht berücksichtigt, vielleicht, weil eine Azimutveränderung um $1,5^\circ$ den Öffnungswinkel der Ommatidien noch nicht wesentlich überschreitet (BAUMGÄRTNER 1928).

Leider waren die Versuche nicht darauf angelegt, das Verhalten der Bienen bei kleinen und kleinsten Azimutdifferenzen zu prüfen. Weitere Nachprüfungen mit mehr Messungen müssen hier die erwünschte Klarheit bringen.

Außerdem gab der erste Versetzungsversuch einen Hinweis, warum die Bienen bei allen anderen Winkelmeßversuchen rechts von 0° abflogen. Vergleicht man nämlich die Windverhältnisse bei den einzelnen Versuchen (Tabelle 17), so sieht man, daß der erste Versetzungsversuch der einzige ist, bei dem der Wind die Bienen nicht von der rechten Seite oder von hinten traf, sondern von links vorne, und prompt flogen die Bienen hier links von 0° ab (Tabelle 14). Dieses Ergebnis paßt gut zu den Untersuchungen, die v. FRISCH und LINDAUER (1955) über den Einfluß des Seitenwindes auf die Flugrichtung der Bienen durchführten. Dort stellte sich heraus, daß die Bienen die Abtrift durch den Seitenwind zunächst etwas überkompensieren, so daß ihre Flugbahn immer einen leichten Bogen entgegen der Windrichtung beschreibt. Das erklärt die konstanten, aber vorher unverständlichen Rechtsabweichungen bei den meisten Winkelmeßversuchen.

Interessant ist noch, daß freigelassene Bienen wiederholt einige Zeit nach dem Abflug wieder zum Versetzungsplatz zurückkehrten. In einem Falle konnte die Nummer im Flug abgelesen werden. Es ergab sich, daß diese Biene bereits 11 min vorher freigelassen worden war. Ich selbst konnte die Ursache dieser Rückkehr nicht gewesen sein, da ich zum Abholen neuer Kästchen fortgegangen war und die Biene bei meiner Ankunft am Versetzungsplatz diesen schon umkreiste. Offenbar hatten sich diese Bienen verirrt gefühlt, als sie den Stock dort, wo sie hingeflogen waren, nicht finden konnten. Entsprechend dem Befund WOLFS (1926) bei den Schachtelexperimenten auf unbekanntem Gelände waren sie dann wieder an den Abflugsort zurückgekehrt.

Den gleichen Effekt konnten wir auch mehrmals bei den Flugzeitmeßversuchen mit versetztem Stock beobachten. Zur Beurteilung dieses Verhaltens muß noch daran erinnert werden, daß der Stock doch nur 180 bzw. 188 m entfernt lag.

Schließlich konnte noch festgestellt werden, daß der auf S. 626 besprochene Einwand, die Bienen lernten ihre nach der ersten Haft eingeschlagene falsche Richtung im Wiederholungsfall zu korrigieren, an sich keineswegs abwegig ist. Denn bei diesen Versuchen flogen die Bienen tatsächlich bei ihrer zweiten und dritten Versetzung weiter rechts ab, wie die Tabellen 14—16 sowie die Abb. 18—20 zeigen, und zwar

verstärkte sich der Korrektoreffekt mit der Zahl der Versetzungen. Offenbar stand dabei die Lichtkompaßorientierung in Konkurrenz mit der vorher gemachten Erfahrung, daß der Stock nach einer Inhaftierung nicht durch Einhaltung der gewohnten Flugrichtung aufgefunden werden kann, sondern weiter rechts steht¹. Die Differenzen zwischen den Mittelwerten der Flüge nach der zweiten bzw. dritten Versetzung und 0° sind statistisch gesichert (1. Versuch: 2. Versetzung $P=0,0018$; 3. Versetzung $P=0,0008$. 2. Versuch: 2. Versetzung $P<0,0002$; 3. Versetzung $P=0,0004$. 3. Versuch: 2. Versetzung $P<0,0002$). Bemerkenswert erscheint noch, daß die Korrektur bei der dritten Versetzung gegenüber der zweiten nicht wesentlich verbessert wird. Vielleicht behält die Sonne doch das Übergewicht bei der Orientierung.

Tabelle 17. Zusammenfassung der Windverhältnisse und der mittleren Abflugwinkel bei sämtlichen Winkelmeßversuchen

Versuchsgruppe bzw. Versuch mit	Stock steht zum Futter- platz	Wind- stärke (m/sec)	Wind aus dem Sektor	Haupt- rich- tung	Wind für die Bienen von	Mittlere Abflugwinkel	
						Häftlinge	Kontroll- bienen
$\frac{1}{2}$ stündige Haft	8,5° südl. von W	0,5	NW—NO	N	rechts	+ 2,04°	+ 3,46°
1stündige Haft	desgl.	0,6	NW—O	NO	rechts hinten	+ 3,55°	+ 3,14°
2stündige Haft	desgl.	1,3	NNW—O	NO	rechts hinten	+ 0,82°	+ 0,39°
3stündige Haft	desgl.	0,4	NW—NO	N	rechts	+ 3,25°	+ 2,95°
1stündige Haft und Versetzung nach V ₁	12° westl. von N	etwa 0,5	WNW—N	NW	links vorne	—0,54°	—
4—10 min Haft und Versetzung nach V ₁	desgl.	etwa 1,0	ONO—SO	O	rechts	+ 1,70°	—
7—11 min Haft und Versetzung nach V ₂	desgl.	etwa 0,5	ONO—OSO	O	rechts	+ 0,91°	—

(Bei den Versetzungsversuchen mußte die Windstärke geschätzt werden, da ein Windmesser nicht zur Verfügung stand.)

Übrigens lag bereits aus anderen Gründen nahe, daß das Experimentierfeld für die geplanten Versuche hinreichend orientierungsmarkenslos ist. v. FRISCH und LINDAUER (1954) gelang nämlich durch

¹ Wurden die Bienen dagegen am Futterplatz losgelassen, wie das bei den früheren Winkelmeßversuchen der Fall war (vgl. S. 626 sowie Abb. 10 und Tabelle 5), so führte sie ihre normale Flugrichtung unmittelbar zum Stock. Für eine Korrektur nach den darauffolgenden Inhaftierungen bestand also keine Veranlassung.

Versetzungsversuche der Nachweis, daß selbst eine unserem Auge so auffällige Leitlinie wie ein Waldrand für die Bienen bereits in 210 m Entfernung bei einem vertikalen Blickwinkel von 3° bzw. 4° derartig an Bedeutung verliert, daß sie sich hauptsächlich nach der Sonne richten. Auf meinem Versuchsgelände waren aber auffallende Leitlinien oder Marken vom Flugbereich der Bienen wesentlich weiter entfernt und

erschieden gegen die Erdoberfläche unter einem Winkel von weniger als 2° (vgl. S. 613).

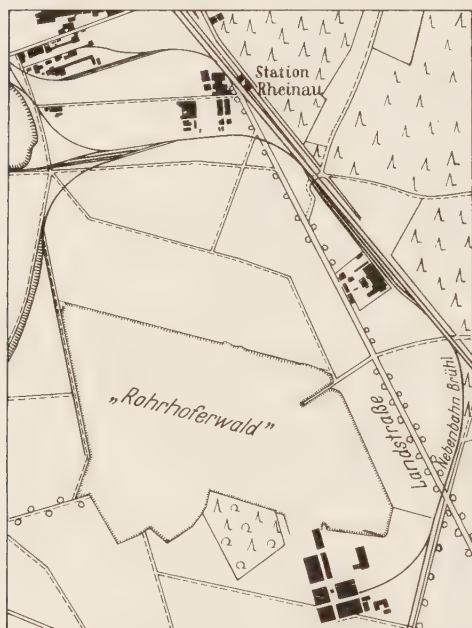


Abb. 21. Skizze des Wolfschen Versuchsgeländes und seiner Umgebung mit den Verhältnissen etwa um das Jahr 1910. Maßstab 1:25 000. (Nach einem Übersichtsplan der Gemarkung Brühl, Maßstab 1:10 000, aus der Zeit kurz vor dem ersten Weltkrieg und dem amtlichen Kartenwerk im Maßstab 1:10 000, Blatt 8 des Städtischen Vermessungs- und Liegenschafts-Amtes Mannheim, Stand von 1944.) Die Fläche mit der Beschriftung „Rohrhoferwald“ ist der ehemalige Luftschifflandeplatz. Ihre Umrahmung (Linie mit Querstrichen) bezeichnet den Grubenrand. Südlich der Grube die Fabrikhallen der Schütte-Lanz-Werke; der Ort nördlich davon ist Rheinau

Das Wolfsche Gelände. Zur endgültigen Beurteilung erschien es noch wissenswert, ob WOLFS Platz vielleicht doch besser geeignet war. Er führte seine Untersuchungen auf dem ehemaligen Luftschifflandeplatz der Schütte-Lanz-Werke in Mannheim-Rheinau durch. Nach seinen Angaben hatte das Versuchsgelände eine Ausdehnung von 700×800 m, war völlig vegetationslos, und seine Oberfläche bestand aus Sand mit regellos zerstreuten Geröll. Außerhalb des Geländes sei das Land ebenfalls vollkommen flach gewesen, habe aber bereits etwas Vegetation getragen.

Um mir ein klares Bild zu verschaffen, besichtigte ich diesen Platz im Jahre 1955¹. Natürlich erlaubt der jetzige Anblick nur eine ungefähre Vorstellung von den topogra-

phischen Verhältnissen zur Zeit der Wolfschen Versuche vor rund 30 Jahren. Aber es gelang mir auch, einen Plan und Bilder aus der Zeit

¹ Der Leitung der Schütte-Lanz-Werke sei für ihr freundliches Entgegenkommen, besonders bei der Beschaffung alten Bildmaterials, an dieser Stelle herzlich gedankt.

vor dem ersten Weltkrieg ausfindig zu machen. Abb. 21 erläutert die Situation von etwa 1910, also über 15 Jahre vor den Wolfschen Versuchen.

Ein Vergleich der alten Dokumente mit dem neuzeitlichen Lageplan zeigte, daß sich am Wolfschen Versuchsgelände zwischen den beiden Weltkriegen nicht sehr viel geändert hat, wenn man von dem Industriezuwachs in Rheinau und den



Abb. 22. Ausblick nach NO, aufgenommen von dem Vorsprung des Grubenrandes beim Rennerswald



Abb. 23. Ausblick nach N, aufgenommen von der gleichen Stelle wie Abb. 22. Diese und die Ansicht von Abb. 22 zeigen die auffälligsten Landmarken der Platzumrahmung

Siedlungshäusern im näheren Umkreis sowie der wohl jüngeren Ödlandvegetation absieht. (Die Aufschrift Rohrhofer-, „wald“ führt irre.) Demnach stand WOLF eine weite, unregelmäßig geformte Grube von etwas mehr als 0,5 km² Fläche und etwa 4 m Tiefe zur Verfügung, die wohl ursprünglich als Windschutz für die gelandeten Luftschiffe angelegt und nach 1918 anscheinend sich selbst überlassen worden war. Ihr Boden trug — nach den alten Photos zu schließen — wenigstens im östlichen Teil vor 1918 lückenhaften Graswuchs. Die Mitte des etwas erhöhten südlichen Grubenrandes nahm schon damals der Rennerswald ein. Die nähere Umgebung der Grube im SW, W und N dürfte offenes Land gewesen sein. Jedoch gab es bereits zu dieser Zeit etwa 800 m von der nördlichen Platzgrenze entfernt Fabrikanlagen in Rheinau. Auf den alten Photographien ist auch die heute noch bestehende Fabrik in 300 m Entfernung von der NO-Ecke der Grube zu sehen (Abb. 22). Desgleichen gab es schon damals 500 m vom Ostrand ein ausgedehntes Waldstück. Wenigstens von der östlichen Platzhälfte waren die fast unmittelbar am Grubenrand beginnenden Fabrikhallen der Schütte-Lanz-Werke zu erkennen.

Vergleicht man die heute und bestimmt auch damals ungünstigsten Stellen der Platzumgebung (Abb. 22 und 23) mit denen des Flugplatzes Oberpfaffenhofen (Abb. 3 und 4), so kann mit größter Bestimmtheit gesagt werden, daß mein Experimentierfeld für die Orientierungsversuche mindestens nicht schlechter geeignet war.

Durch diesen Befund und das Ergebnis der Versetzungsversuche auf dem Flugplatz gewinnen meine Versuche über die Lichtkompaßorientierung der Häftlinge das nötige Gewicht, um die diesbezüglichen Aussagen WOLFs stichhaltig zu widerlegen. *Es darf demnach als sicher bewiesen angesehen werden, daß die Bienen auch nach einer zeitweiligen Dunkelhaft die Wanderung der Sonne für ihre Orientierung tageszeitgerecht einkalkulieren können.*

Zusammenfassung

Nach WOLF (1927) fliegen Bienen, die am Futterplatz 1 Std eingesperrt waren, nach der Freilassung in einem an Orientierungsmarken armen Versuchsgelände in falscher Richtung ab, da sie den Winkel zur Sonne einhalten, der zu ihrer Ankunftszeit gültig war. Nach neueren Erfahrungen wird aber die Sonnenwanderung von den Bienen einkalkuliert. Meine Versuche galten der Klärung dieses Widerspruches und haben folgendes ergeben:

1. Eine Wiederholung der Wolfschen Versuche über die *Heimflugzeiten* der Bienen bei normaler Lage des Stockes sowie nach Versetzung des Bienenstockes um den Winkel der Sonnenwanderung während der Zeit der Gefangenschaft zeigte, daß sowohl die eingesperrt gewesenen wie die Kontrollbienen nach der Freilassung zuerst den normalen Standort des Stockes aufsuchten. Die Angaben von WOLF konnten nicht bestätigt werden.

2. Die Messung der Abflugwinkel vom Futterplatz heimwärts bei Bienen, die $\frac{1}{2}$ —3 Std in Dunkelhaft gehalten waren und bei Kontrollbienen ergaben keinen wesentlichen Unterschied. Auch konnte kein Zusammenhang zwischen der Azimutdifferenz vom Beginn bis zum Ende der Gefangensetzung und dem mittleren Abflugwinkel festgestellt werden. Die Bienen schlugen auch nach mehrstündiger Gefangenhaltung direkt die Richtung nach dem Stock ein. Es ist demnach erwiesen, daß die Bienen auch nach einer zeitweiligen Dunkelhaft bei ihrer Orientierung die Wanderung der Sonne tageszeitgerecht einkalkulieren.

3. Die Winkelmeßversuche gaben einen Hinweis darauf, daß die Bienen die Sonnenwanderung während der Haftzeit erst dann einkalkulieren, wenn die Azimutdifferenz den Öffnungswinkel eines Ommatidiums überschreitet.

4. Bei wiederholter Versetzung lernen die Bienen durch Erfahrung, daß reine Licht-Kompaß-Orientierung sie irreführt und korrigieren beim

Abflug ihre Richtung. Doch behielt bei meinen (stets nur wenige Male wiederholten) Versetzungen die Sonne noch das Übergewicht.

5. Die Eignung meines Versuchsgeländes für die Nachprüfung der Wolf'schen Versuche ergibt sich aus einem Vergleich mit dem von WOLF benützten Gelände und ferner daraus, daß Bienen, die vom Futterplatz nach einer anderen Stelle versetzt wurden, in der Richtung abflogen, die sie vom Futterplatz heimgeführt hätte. Ihre Orientierung nach der Sonne konnte so auf direktem Wege quantitativ erfaßt und bewiesen werden.

Literatur

BAUMGÄRTNER, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **7** (1928). — BELING, I.: Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **9** (1929). — Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Naturwissenschaften* **18** (1930). — BRUN, R.: Die Raumorientierung der Ameisen. Jena 1914. — FRISCH, K. v.: Farbensinn und Formensinn der Bienen. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **35** (1915). — Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen. In Abderhaldens Handbuch, Abt. V. 1921. — Die Tänze der Bienen. *Öst. zool. Z.* **1** (1946). — Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia* (Basel) **5** (1949). — Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. *Experientia* (Basel) **6** (1950). — Die Richtungsorientierung der Bienen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Freiburg* 1952. 1953. — FRISCH, K. v., u. M. LINDAUER: Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. *Naturwissenschaften* **41** (1954). — Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. *Naturwissenschaften* **42** (1955). — HERAN, H.: Ein Beitrag zur Frage nach der Wahrnehmungsgrundlage der Entfernungswegung der Bienen (*Apis mellifica* L.). *Z. vergl. Physiol.* **38** (1956). — KLEBER, E.: Hat das Zeitgedächtnis der Bienen biologische Bedeutung? *Z. vergl. Physiol.* **22** (1935). — KÜHN, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — LINDAUER, M.: Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. *Naturwissenschaften* **41** (1954). — Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. *Naturwissenschaften* **44** (1957). — LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure, 2. Aufl. Basel 1957. — PASSEDACH-POEVERLEIN, K.: Über das „Spritzen“ der Bienen und über die Konzentrationsänderung ihres Honigblaseninhalts. *Z. vergl. Physiol.* **28** (1941). — PÁTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Eine neue *t*-Tafel. *Biol. Zbl.* **63** (1943). — RENNER, M.: Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **40** (1957). — SANTSCHI, F.: Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Rev. suisse Zool.* **19** (1911). — SCHIFFERER, G.: Über die Entfernungsangabe bei den Tänzen der Bienen. Lehramtsarbeit, München 1952. — WAHL, O.: Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **16** (1932). — WAHL, O.: Beitrag zur Frage der biologischen Bedeutung des Zeitgedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **18** (1933). — WOLF, E.: Über das Heimkehrvermögen der Bienen. I. Mitt. *Z. vergl. Physiol.* **3** (1926). — Über das Heimkehrvermögen der Bienen. II. Mitt. *Z. vergl. Physiol.* **6** (1927).

E. MEDER, München 19, Dachauer Straße 191, IV

Lebenslauf

Am 11. 5. 27 wurde ich zu Würzburg geboren und katholisch auf die Namen Elmar Josef Leo getauft. Meine Eltern sind der Oberstudienrat Leo Meder und seine Ehefrau Elvira, geb. Heßdörfer. Seit dem 23. 12. 53 bin ich verheiratet.

Meine Ausbildung begann 1933 in München mit dem Eintritt in eine Volksschule. 1934 wechselte ich an die Volksschule in Coburg über. Ab 1937 besuchte ich die dortige Oberschule für Jungen, der ich bis 1944 angehörte.

Im August 1943 mußte ich als Luftwaffenhelfer zur Flak nach Schweinfurt. Da hier der Unterrichtsbetrieb weiterlief, erlangte ich noch die Versetzung in die 8. Klasse, wodurch mir nach dem Krieg der Reifevermerk zuerkannt werden konnte.

Im September 1944 erhielt ich meine Einberufung zum Arbeitsdienst und im November zur Wehrmacht. Nach dem Zusammenbruch geriet ich in sowjetische Gefangenschaft. Im Sommer 1946 wurde ich infolge Arbeitsunfähigkeit aus Rußland in die Heimat entlassen.

Wegen meines jugendlichen Alters und der damals bestehenden Überfüllung mußte ich mein Studium zunächst an der Phil.-Theol. Hochschule Bamberg aufnehmen. Dort absolvierte ich im Wintersemester 1946/47 einen Förderkurs, der mir zusammen mit dem Reifevermerk die Berechtigung zu einem Universitätsstudium verlieh. Erst nach vier Semestern gelang mir im Sommer 1949 der Eintritt an die Universität München.

Wie in Bamberg beschäftigte ich mich hier mit Biologie, Chemie und Geographie, wobei ich als Ziel das Lehramt an Höheren Schulen ins Auge faßte. Im Jahre 1951 begann ich mit meiner Dissertation unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch. In der Folgezeit konnte ich die Arbeit jedoch nur in den Ferien vorantreiben, so daß sich ihr Abschluß lange hinauszögerte.

Im Herbst 1952 legte ich in den genannten Fächern das wissenschaftliche Staatsexamen ab. Gleich anschließend kam ich zur pädagogischen Ausbildung an das naturwissenschaftliche Studienseminar der Rupprecht-Oberrealschule München, wo ich im Juli 1953 die Schlußprüfung bestand.

Schon mit Beginn des Schuljahres 1953/54 wurde ich an der staatlichen Rupprecht-Oberrealschule München als Lehramtsassessor angestellt. Am Anfang des Schuljahres 1955/56 kam ich an die gleichfalls staatliche Klenze-Oberrealschule München, wo ich am 16. 11. 56 meine Ernennung zum Studienrat erhielt. An der letztgenannten Schule bin ich gegenwärtig noch tätig.

